BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 5, 1970 (1971), pp. 996-1002.

UN RUMINANT NOUVEAU DES FALUNS MIOCÈNES DE LA TOURAINE ET DE L'ANJOU

Par Léonard GINSBURG

Au cours du Miocène inférieur et moyen, la faune de Ruminants se renouvelle considérablement en Europe. Les formes primitives, dépourvues d'appendices frontaux, font peu à peu place aux formes munies de bois, d'ossicônes ou de cornes. Ces types modernes sont tous des immigrants. Ils arrivent par vagues successives et éliminent progressivement les autochtones. L'arrivée des premiers Cervidés à bois caducs marque le court instant au cours duquel les immigrants sont en grand nombre mais n'ont pas encore éliminé toutes les formes indigènes. La faune de Ruminants est alors très riche. Cette période correspond à l'envahissement du bassin de la Loire par la mer des faluns. Les sédiments marins déposés alors non loin des rivages ont livré des restes de nombreux Mammifères, dont seize espèces actuellement reconnues de Ruminants.

Parmi les formes anciennes, il y a d'abord le petit Tylopode (?) primitif *Cainotherium*, dont la période d'expansion maximale fut l'Oligocène mais dont les derniers représentants parvinrent jusqu'à l'Helvétien inférieur ; puis le Cervidé sans bois *Amphitragulus*, hérité lui aussi de l'Oligocène européen et qui ne dépassa pas non plus l'Helvétien inférieur. Le Tragulidé *Dorcatherium*, représenté par trois espèces dans les faluns, est aussi un type primitif, dépourvu de bois, mais il fait partie malgré cela de la vague des immigrants miocènes et il devait posséder des structures bien adaptées pour l'époque puisque des formes extrêmement voisines (*Hyaemoschus*, *Tragulus*) vivent encore aujourd'hui. Autre ruminant sans appendices frontaux et apparu par migration au Burdigalien, *Amphimoschus* atteindra sans le dépasser l'Helvétien inférieur.

Pour les formes modernes, viennent d'abord les Cervidés à bois persistants, qui constituent au Burdigalien une nouveauté remarquable. Dans les faluns, on note l'espèce unique du *Procervulus* (*P. dichotomus*) et trois espèces de *Lagomeryx*, une de grande taille (*L. praestans*) et deux de petite taille (*L. pumilio* et *L. rutimeyeri*). Les Cervidés à bois caducs *Dicrocerus* et *Stephanocemas* apparaissent à l'époque des faluns dans lesquels ils sont bien représentés. Il faut noter aussi l'arrivée, dès le Burdigalien, et la présence dans les faluns, du Giraffoidea *Palaeomeryx* et de la plus ancienne Antilope connue, *Eotragus*. Un Giraffidé vrai, *Giraffokeryx*, connu jusqu'ici en Europe seulement dans le Tortonien yougoslave, apparaît en fait dès l'Helvétien inférieur, quelques dents très caractéristiques ayant été trouvées récemment dans les faluns.

Nous terminerons cette liste par la forme que nous décrivons ci-dessous, forme très primitive, arrivée par migration au début du Burdigalien et qui semble s'être maintenue assez longtemps au milieu des Cervidés grâce à la rapidité de son évolution au cours du Burdigalien et de l'Helvétien.

Nous tenons à exprimer ici toute notre gratitude à MM. Ph. Janvier et M. Bonneau qui nous ont donné pour le Muséum les pièces d'*Andegameryx* qu'ils avaient trouvées dans les faluns. Nous remercions aussi le Docteur Boucher, de Langeais et le Docteur Levé, de Beauvais, qui, pendant tout le temps que nous le désirons, mettent toujours à notre disposition leurs collections, et en particulier dans le cas présent les quelques pièces appartenant à *Andegameryx andegaviensis*. Nos remerciements vont aussi à Mme Pilar, à qui sont dûs les dessins illustrant cet article. Enfin, la nomenclature anatomique adoptée ici est celle suivie par Arambourg dans l'ensemble de ses travaux et par E. Heintz dans sa thèse (1970).

O. ARTIODACTYLA

S. O. Ruminantia

Fam. Hypertragulidae ?

Andegameryx gen. nov.

Espèce-type : *Andegameryx andegaviensis.*

Diagnose : Ruminant de petite taille, à dents brachyodontes, P_4 très molarisée, courte et épaisse, aussi longue et large que M_1, et présentant un paraconide mince, un fort sillon externe situé en arrière du protoconide, un métaconide bien individualisé et un entoconide dirigé vers l'angle postéro-lingual de la dent. Molaires inférieures à pli paléomeryx peu marqué, murailles linguales du métaconide et de l'entoconide régulièrement bombées, métastylide faible ou absent, entostylide absent, dernier lobe de M_3 en cône simple ou faiblement dédoublé.

Andegameryx andegaviensis sp. nov.

Diagnose : *Andegameryx* à P_4 très évoluée, l'entoconide étant relié à l'aile postérieure du protoconide ; vallée courte et très étroite séparant l'entoconide de l'entostylide. Aux molaires inférieures, l'aile postérieure du métaconide, l'aile postérieure du protoconide et l'aile antérieure de l'entoconide se rejoignent au même point ; développement inconstant d'un très faible métastylide ; troisième lobe de M_3 en général formé d'une seule aile, mais une crête peut se développer accessoirement du côté lingual, formant une deuxième aile.

Holotype : Hémi-mandibule gauche avec P_4 M_3, de l'Helvétien inférieur de Pontigné (Maine-et-Loire), déposée au Muséum national d'Histoire naturelle (Fs 280). Don Michel Bonneau.

Matériel et mensurations (en millimètres).

Pontigné (Maine-et-Loire) :

Mandibule-type avec P_4-M_1 (Paris Muséum, Fs 280, don Bonneau)
P_4 = 9,1 × 5,8 ; M_1 = 9,3 × 6,35 ; M_2 = 10,6 × 7,8 ; M_3 = 14,8 × 7,5.
P_3d (Paris Muséum, Fs 1103) = 9,1 × 5,2.
P_4g (coll. Levé, n° 163) = 9,4 × 6,2.

M_1g (Paris Muséum, Fs 633) = 10,2 × 6,7.
Fragment de mandibule droite avec M_{2-3} (Paris Muséum, Fs 362)
M_2 = 11,0 × 7,75 ; M_3 = 16,0 × 7,8.
M_3d (Paris Muséum, Fs 281) = 15,7 × 7,9.
M_3d (Paris Muséum, Fs 282) = 16,8 × 7,8.
M_3d (Paris Muséum, Fs 353) = 16,7 × 8,3.
M_3d (Coll. Levé) = 15,0 × 6,8.
M_3g (Paris Muséum, Fs 972) = 17,8 × 8,9.

Noyant-sous-Le-Lude (Maine-et-Loire).

M_3g (Paris Muséum, Fs 939) = 14,7 × 7,5.

Dénezé (Maine-et-Loire).

P_4g (Paris Muséum, Fs 2382, don Janvier) = 10,0 × 6,1.
M_1g (Paris Muséum, Fs 2383, don Janvier) = 9,5 × 6,9.
M_3g (Paris Muséum, Fs 780) = 14,2 × 7,0.

Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire).

M_3g (Paris Muséum, Fs 646) = 14,7 × 7,3.

Hommes (Indre-et-Loire).

M_3g (Coll. Dr. Boucher à Langeais) = 17,1 × 8,6.

Pont Boutard-Langeais (Indre-et-Loire).

Fragment de mandibule droite avec M_2 et premier lobe de M_3 (Paris Muséum, Fs 2381, don Janvier)
M_2 = 11,7 × 8,0 ; M_3 = ? × 8,0.

Âge. — Toutes les pièces ont été trouvées dans les faluns de l'Helvétien inférieur.

Description. — Seules les cinq dernières dents inférieures sont connues. Elles sont courtes et brachyodontes. Quand elles sont fraîches, leur émail est finement chagriné. P_3 est mince à l'avant et large à l'arrière. Son paraconide est mince et prolongé à l'avant par un parastylide effilé et le flanc antéro-interne du protoconide est légèrement concave ; le métaconide est individualisé en une petite pointe et est relié par une fine crête au protoconide. Une crête parallèle à l'axe longitudinal de la dent descend du protoconide vers l'hypoconide comme chez *Bachitherium* ; l'entostylide est transversal et occupe la face postérieure de la dent ; l'entoconide est dirigé vers l'angle postéro-interne de la dent, qu'il ne rejoint pas exactement ; il émet en avant deux petites crêtes accessoires, l'une le reliant au métaconide, l'autre à la base de l'aile postérieure du protoconide ; la vallée située entre le protoconide, le métaconide et l'entoconide est ainsi formée. P_4 est relativement plus large que P_3 ; elle est aussi longue et large que M_1 ; elle est composée d'un protoconide dominant, flanqué d'un métaconide nettement individualisé en une petite cuspide indépendante qui ne présente aucun prolongement vers l'arrière ; le paraconide et le parastylide forment comme sur P_3 une longue crête mince et recourbée vers l'intérieur ; l'entoconide, mince, est relié au protoconide ; les vallées qui séparent l'entoconide du métaconide et l'entoconide de l'entostylide sont particulièrement serrées ; un fort sillon marque la face labiale en arrière du protoconide.

Sur les molaires, le pli paléomeryx est faible mais visible, en particulier sur

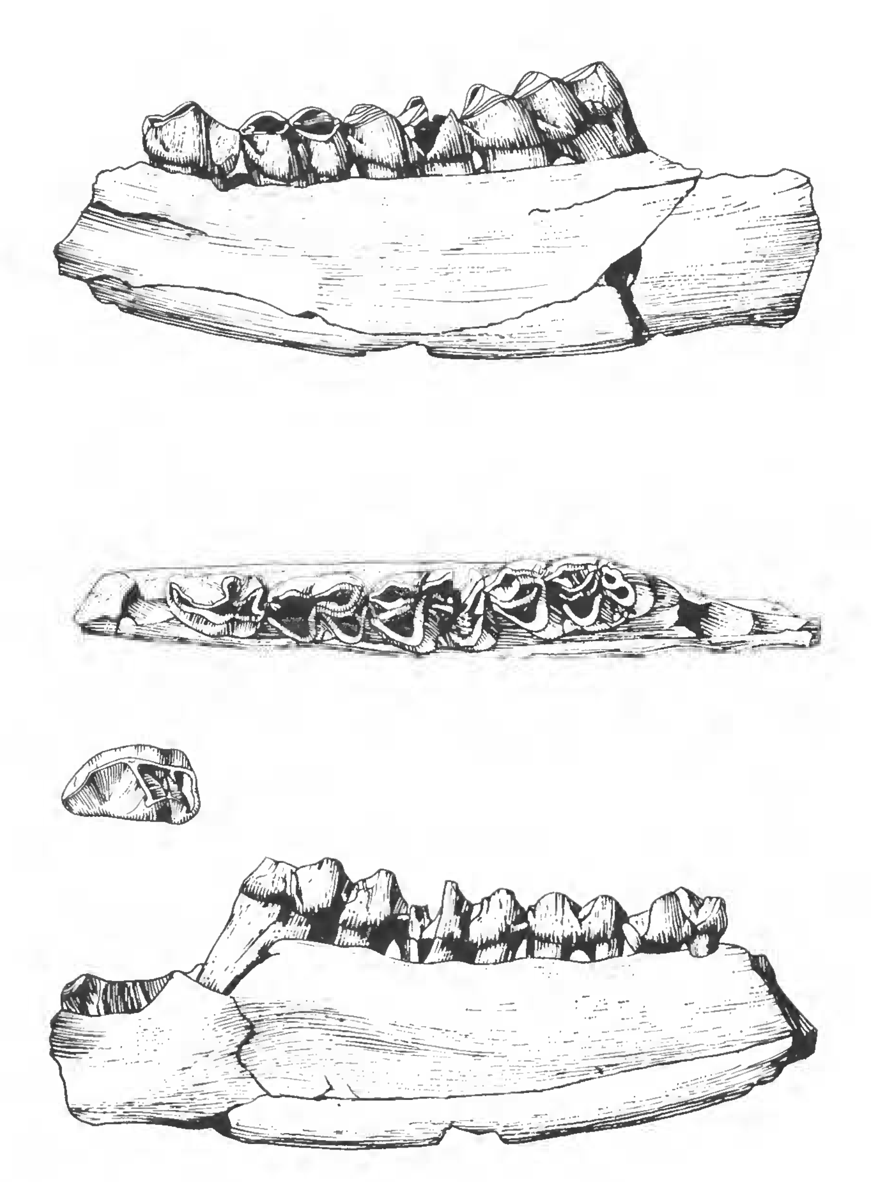


Fig. 1. — *Andegameryx andegaviensis* nov. gen., nov. sp.
Mandibule gauche type (Fs 290) avec P_4-M_3, faces externe, occlusale, interne (× 1,5). P_3 droite (Fs 1103), vue occlusale (× 2).

M_3. Sur les M_1 que nous possédons, il n'y a pas de métastylide et l'aile postérieure du métaconide se place dans le prolongement de l'aile antérieure de l'entoconide. Sur les trois M_2 que nous possédons existe un très léger pointement accessoire à l'emplacement du métastylide mais, sur le type, l'aile postérieure du métaconide est rectiligne et se place dans le même plan que l'aile antérieure de l'entoconide, tandis que sur les deux autres échantillons l'aile postérieure du métaconide présente un coude à près de 90° au niveau du métastylide avant de rejoindre l'entoconide. Sur 12 M_3, 7 ont une aile postérieure du métaconide rectiligne et n'ont pas de métastylide. Les cinq autres M_3 montrent un petit pointement métastylique et l'aile postérieure du métaconide, non dirigée initialement vers l'entoconide, présente un coude à ce niveau et rejoint la pointe de l'aile antérieure de l'entoconide. Le dernier lobe de M_3 est en forme de demi-croissant, dont la corne rejoint en avant le deuxième lobe. Le croissant peut se compléter, soit par allongement de sa corne externe, soit par l'adjonction d'une fine crête externe qui arrive plus ou moins à joindre le second lobe de la dent à la corne libre du troisième lobe.

Comparaisons et affinités

La structure de P_3, les proportions de la P_3 et de la P_4, la minceur de leur paraconide, l'étroitesse et le resserrement des vallées séparant sur P_4 le métaconide, l'entoconide et l'entostylide, l'absence quasi-totale de métastylide aux molaires, la simplicité de structure du dernier lobe de M_3 écartent tout rapprochement d'*Andegameryx andegaviensis* avec *Palaeomeryx*, *Dicrocerus*, *Procervulus*, *Amphitragulus*, *Dremotherium*, *Prodremotherium*, *Lagomeryx* et *Micromeryx*. C'est avec le genre *Bachitherium* que les ressemblances sont les plus nettes : même effacement du métastylide des molaires, même simplicité de structure de M_3. Cependant, chez *Bachitherium*, l'aile postérieure des cuspides internes des molaires inférieures est curieusement dédoublée dès l'apex de ces cuspides, tandis que la vallée postérieure de la P_4 est longue et dirigée bien longitudinalement, l'entoconide étant relié au métaconide et non comme chez *A. andegaviensis* à l'aile postérieure du protoconide. Le métaconide de la P_4 de *Bachitherium* n'est par ailleurs pas individualisé en tubercule saillant. Il s'agit donc d'un genre différent.

Une espèce plus primitive que la forme des faluns, et provenant du Burdigalien inférieur de Wintershof-West, a été décrite sous le nom de *Bachitherium serum* par Mme Obergfell (1957). Les ressemblances avec le *Bachitherium insigne* Filhol des Phosphorites du Quercy sont en effet plus importantes : sur P_3 comme sur P_4, l'entoconide est relié au (ou orienté vers, selon les individus) métaconide, laissant toujours une vallée libre de la pointe du protoconide à l'entostylide. Mais, à l'encontre des vrais *Bachitherium*, cette vallée n'est pas, au moins sur P_4, fermée vers l'arrière ; elle tourne vers l'intérieur et s'ouvre à l'angle postéro-lingual de la dent. C'est un caractère progressif, la petite vallée séparant l'entoconide de l'entostylide étant orientée obliquement ou transversalement et s'ouvrant précisément à l'angle postéro-lingual de la dent chez tous les Ruminants miocènes et plus récents. De plus le métaconide de la P_4 de *B. serum* est déjà fortement individualisé. Nous rattacherons donc la forme de Wintershof-West au genre *Andegameryx*. Cette espèce burdigalienne se distingue d'*Andegameryx andegaviensis* par une taille un peu plus petite et

quelques caractères plus primitifs, dont principalement la structure de P_4 où l'entoconide n'est pas encore relié à l'aile postérieure du protoconide. Un caractère paraît cependant plus évolué : sur les molaires, l'aile postérieure du métaconide est décalée vers l'intérieur par rapport à l'aile antérieure de l'entoconide.

Le genre *Andegameryx* semble se prolonger plus haut dans le temps : Les mandibules décrites à Goriach sous le nom de *Dicrocerus minimus* par Toula (1884), de *Palaeomeryx meyeri* par Hofmann (1893) enfin *Euprox minimus* par Thenius (1950) présentent les caractères principaux de la forme angevine : dimensions générales, proportions des dents les unes par rapport aux autres, structure de la P_4 et, sur les molaires, faiblesse du pli paléomeryx, absence d'entostylide et faiblesse extrême du métastylide. Elles s'en distinguent par des caractères plus progressifs : présence (constante, semble-t-il) du métastylide, et structure du dernier lobe de M_3 composé de deux ailes repliées sur elles-mêmes vers l'avant. Le lien phylogénétique entre les deux espèces helvétiennes apparaît d'autant plus assuré que ces caractères se retrouvent, de manière sporadique, sur certaines pièces des faluns. Thenius a rapproché de ces mandibules quelques ramures frontales composées d'un pédicule surmonté d'un bois simple (*op. cit.*, fig. 9, p. 245). Un de ces bois a été trouvé en association avec quelques molaires supérieures, et Thenius en a conclu que, les dents appartenant à un adulte, les bois ne pouvaient être considérés comme des bois de jeunes *Euprox furcatus*. D'où l'idée d'une petite espèce d'*Euprox* : *Euprox minimus* (Toula).

Cependant, si ces bois, considérés comme adultes et achevés, appartenaient à un *Euprox*, ils devraient porter deux pointes. Or ils n'en portent qu'une. L'un des deux bois figurés par Thenius présente de plus un pédicule anormalement recourbé et porteur d'un tubercule en boule très inhabituel. Ce bois appartient manifestement à un animal anormal, malade, blessé ou sénile. Les autres bois pourraient entrer dans le même cas. Mais le fait qu'ils possèdent une seule pointe incline à penser qu'il s'agit de bois en cours annuel de développement. Chaque année, le bois tombe et met plusieurs mois à se reformer. Au cours de ces mois, un animal peut mourir et se trouver fossilisé. Il présente un bois apparemment incomplet, anormal, bien qu'il ait appartenu à un adulte sain. La petite taille de ces bois peut étonner. Mais, dans le matériel très riche de Sansan, nous avons des bois parfaitement formés, à deux pointes, de *Dicrocerus elegans*, qui offrent aussi une très petite taille, le diamètre du pédicule pouvant n'atteindre à peine que les deux tiers de celui des plus grands individus. Il n'est donc pas impossible que ces petits bois de Goriach appartiennent à des individus d'*Euprox furcatus* ou d'*Heteroprox larteti*, soit anormaux, soit en cours de renouvellement annuel de leur ramure. Quant aux dents associées aux bois, leur structure, d'après Thenius, ne les écarte pas d'*Heteroprox larteti*. Leur taille est à peine inférieure. Nous tenterons donc de rapprocher ces matériaux de Goriach à *Heteroprox larteti*, malgré la formation d'un début de rose. Il s'agit peut-être aussi de la forme ultime de l'évolution du bois, mais à un âge où déjà des caractères de décrépitude en altèrent la forme, l'implantation et la taille.

Dans quelle famille devons-nous placer *Andegameryx* ? L'absence très probable de bois et les rapprochements faits par M[me] Obergfell sur l'espèce la plus primitive avec les *Bachitherium* nous incitent à les placer dans la même famille. Or, R. Lavocat (1951) a montré que la forte dent caniniforme de la

mandibule de *Bachitherium* n'était pas une canine mais une P_1 et donc que ce genre devait être rattaché aux Hypertragulidés. C'est là que nous placerons, au moins à titre temporaire, *Andegameryx*.

Conclusion

Andegameryx serum du Burdigalien inférieur, *A. andegaviensis* de l'Helvétien inférieur et *A. minimus* de l'Helvétien supérieur forment une petite lignée à évolution rapide pour des Ruminants. D'un type substampien au Burdigalien, on passe à un type miocène avant la fin de l'Helvétien. La formation de crêtes transversales sur les prémolaires, l'écartement de l'aile postérieure du métaconide des molaires et l'élargissement, par adjonction d'une crête nouvelle, du dernier lobe de M_3, sont les traits évolutifs marquants. Ils concourent tous à augmenter la surface triturante et sont donc hautement adaptatifs. C'est sans doute grâce à cette évolution que ces animaux primitifs ont pu survivre longtemps au milieu d'une faune de Ruminants apparemment beaucoup plus évolués.

BIBLIOGRAPHIE

Ginsburg, L., 1963. — Histoire paléontologique du Bassin de la Loire au Miocène. *Bull. Nat. Orléanais*, nº 21, pp. 3-14.

— 1968. — L'évolution des pliopithèques et l'âge de la faune de Sansan. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **266**, pp. 1564-1566.

— et E. Heintz, 1966. — Sur les affinités du genre *Palaeomeryx* (Ruminant du Miocène). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **262**, série D, nº 9, pp. 979-982.

Heintz, E., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. Hist. nat.*, série C, **22**.

Hofmann, A., 1893. — Die Fauna von Göriach. *Abh. Geol. R. Anat.*, **15**, 87 p., 17 pl.

Lavocat, R., 1951. — Révision de la faune des Mammifères oligoeènes d'Auvergne et du Velay. *Paris*, 153 p., 27 pl.

Obergfell, F., 1957. — Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und dentale Altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und Rezenter Cerviden (eine phylogenetische Studie). *Palaeontographica*, **109**, A, pp. 71-166, 4 pl.

Thenius, E., 1950. — Die tertiaren Lagomeryciden und Cerviden der Steiermarck. *Sitz. Osterr. Ak. Wiss. Math. Nat.*, Abt. I, **159**, pp. 219-254.

Toula, F., 1884. — Uber einige Säugethierreste von Göriach bei Turn (Bruck. a. d. M) in Steiermark. *Jb. Geol. R. Anat.*, **34**, Heft III, pp. 386-401, 1 pl.